ADANSONIA, ser. 2, 15 (1) : 31-56, 1975.

ESSAIS SUR L'ORIGINE ET L'HISTOIRE DES FLORES TROPICALES AFRICAINES. APPLICATION DE LA THÉORIE DES ORIGINES POLYTOPIQUES DES ANGIOSPERMES TROPICALES

par André AUBRÉVILLE

Communication présentée au Congrès International de Botanique de Léningrad.

RÉSUMÉ : L'Afrique tropicale et subtropicale est divisée en un certain nombre de secteurs floristiques, décrits brièvement géographiquement et par quelques caractères essentiels botaniques et biologiques. En application de la théorie polytopique de l'origine des flores tropicales exposée récemment par l'auteur, l'origine présumée de ces flores est présentée. La bande équatoriale européo-ouest asiatique se déplaçant vers le sud-ouest en sens opposé du déplacement de la Pangée vers le nord-est, presque toute l'Afrique est envahie, d'abord par un flux de flores laurasiennes qui constitue le fonds de la flore sèche soudano-zambezienne. La bande équatoriale humide qui suit en retrait ce déplacement est le berceau de la flore guinéo-congolaise, mélange de flore laurasienne et de flore gondwanienne en évolution. Cette flore parvenue à sa position présente sera encore le siège de perturbations au Quaternaire.

L'Afrique orientale, en contact avec les continents adjacents à l'Afrique avant le démembrement de la Pangée, reçoit des apports d'une flore gondwanienne australe qui est l'un des fondements de la flore montagnarde actuelle de l'Éthiopie au Cap. La flore capienne enfin, restreinte à une petite aire à l'extrémité sud de l'Afrique, provient de migrations de ces flores australes.

Le cas curieux de la migration de la tribu des Césalpiniées de l'Amérique du Sud à l'Afrique australe puis à l'Afrique orientale est examiné.

Cette explication générale appliquée au continent africain permet de donner des réponses à de nombreuses questions relatives à la répartition des flores africaines.

SUMMARY : Tropical and subtropical Africa divides into several floristic zones, here briefly described with respect to their geography and esssential botanical and biological features. As an application of the theory of polytopic origin of tropical floras, an hypothesis is proposed about the origin of the different floras of these zones. An Eurasian equatorial belt has migrated south-westwards, due to the general move north-eastwards of the Pangæa. Nearly all the African continent is accordingly invaded, first by the laurasian flora, which gives the original stock of the present-day dry soudano-zambesian flora; afterwards comes the wet equatorial belt itself, which originates the guineo-congolan flora, a mixture of laurasian and gondwanian phyla. Once in place the latter flora is still disturbed during the Quaternary.

East Africa, in contact with adjacent continents before the Pangæa dismantled, received austral gondwanian elements, which are now part of the montane flora from the Cape to Ethiopia. The Cape flora, now restricted to a small area at the southern end of the continent, also originated in these austral elements.

The striking example of the tribe *Cæsalpinieæ*, is given; they migrated from South America to South Africa, then to East Africa.

Such a general hypothesis, applied to African continent, provides answers to many questions concerning present distribution of African floras.

*
* *

Cette théorie a été exposée en 1974 dans les C. R. Acad. Sc. Paris et dans Adansonia (**30**). Je résume : les Angiospermes prirent naissance et migrèrent dans la bande équatoriale qui à l'aube de la période mésozoïque, s'étendait dans la Laurasie entre l'Asie du Sud-est et l'Alaska. De l'ensemble de cette flore archaïque tropicale, il ne reste plus, en place, outre des fossiles, que la flore tropicale vivante du Sud-est asiatique et malaise, comprise entre le sud de la Chine et l'archipel malais. Un déplacement général de la Pangée vers le Nord-est, autour d'un axe approximativement fixé dans l'Est asiatico-malais, entraîna un mouvement général opposé des flores tropicales vers le sud-ouest et, en conséquence du refroidissement climatique, l'extinction ou l'évolution des flores demeurées en place à l'exception des flores indo-malaises attachées à un climat tropical demeuré stable.

Cet exode floristique tropical se poursuit durant le Secondaire et le Tertiaire, aboutissant finalement à l'actuelle position de la bande floristique équatoriale et tropicale.

Les migrations sensiblement du nord vers le sud de la flore pantropicale divergeant de la bande équatoriale permo-triasique se firent par plusieurs voies à partir de plusieurs centres d'origines. L'un d'eux fut à l'origine des flores tropicales américaines; d'autres, européo-asiatiques, sont à l'origine des flores africaines. Cette histoire des déplacements d'une flore chaude primitivement laurasienne puis évoluant dans le Gondwana, explique pourquoi il existe aujourd'hui sur les continents issus du démembrement de la Pangée, en dépit de leur large séparation actuelle par des mers et des déserts, une certaine homogénéité floristique fondamentale, des ressemblances aussi dues à des évolutions parallèles, des affinités certaines, et même des groupes communs, bref un fonds pantropical commun qui se dégage au-delà des différences relevées jusque dans les détails par les systématiciens, lesquelles sont à la base de leurs classifications morphologiques.

Avant la dislocation finale de la Pangée, des échanges floristiques eurent lieu entre les futurs continents libres, encore attachés plus ou moins à l'Afrique, laquelle au Gondwana occupait une position centrale. Ils eurent pour effet de renforcer l'entité pangéenne d'une flore pantropicale.

Enfin, à mesure que la bande climatique équatoriale traversait l'Afrique septentrionale en se déplaçant vers sa position présente, naissait une nouvelle flore tropicale gondwanienne, en Afrique, en Australasie et en Amérique du sud, se confondant avec les vestiges de la flore laurasienne.

C'est sur cette trame à mailles grossières que nous allons tenter de retracer l'histoire des flores tropicales africaines. Les recherches et les observations publiées sur les faits de distribution des taxons sont à ce jour innombrables et je crois utile de tenter de les rassembler dans une explica-

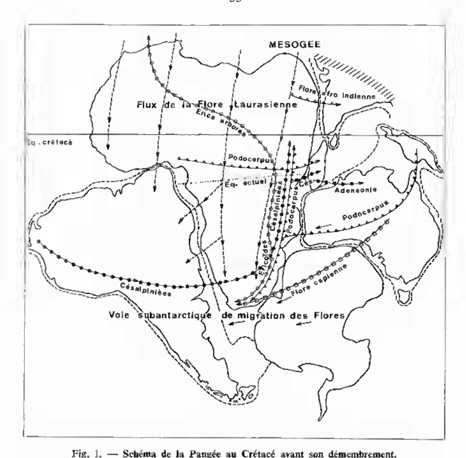


Fig. 1. — **Schéma de la Pangée au Crétacé avant son démembrement.**
Voies de migration de quelques composantes caractéristiques des flores africaines. — Les continents constituants de la Pangée sont représentés par leurs contours actuels entourés d'une ligne de tirés marquant la limite approximative des socles continentaux (sauf le continent antarctique). L'Afrique du nord-est est seule modifiée, pour tenir compte de sa forme probable au crétacé.

tion générale, largement hypothétique certes, mais cohérente et vraisemblable. Elles sont si nombreuses, même à l'échelle d'un seul continent, qu'elles justifieraient une bibliographie considérable que nous renonçons à joindre ici à notre étude.

I. LES RÉGIONS FLORISTIQUES D'AFRIQUE

A. — Flore humide occidentale et centrale. Elle s'éloigne peu à plus de 4-5° de l'équateur. C'est celle de la forêt dense humide guinéo-congolaise, sempervirente dans les régions les plus constamment pluvieuses,

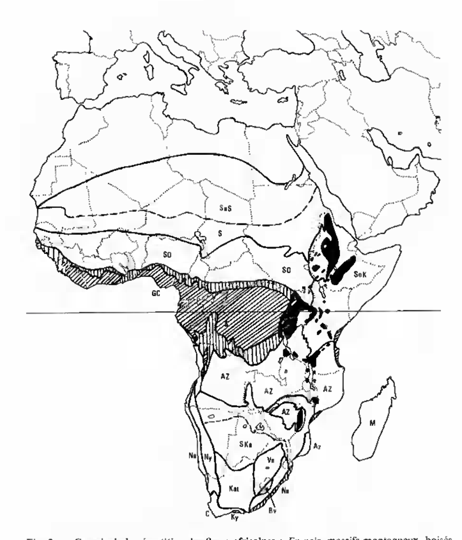


Fig. 2. — **Croquis de la répartition des flores africaines** : *En noir,* massifs montagneux, boisés ou non; *hachures inclinées,* la forêt dense humide guinéo-congolaise; *hachures verticales,* zone périphérique d'extension ancienne de la forêt dense guinéo-congolaise.

Flore guinéo-congolaise humide, **GC.**

Flore soudano-zambézienne :

Flores soudaniennes : soudanienne, **SO**; angolo-zambézienne, **AZ.**

Flores sahéliennes : sahélienne, **S**; saharo-sahélienne, **SaS**; somalo-kenyienne, **SoK**; kalaharienne, **SKa**; du Veld, **Ve**; Basutoveld, **Bv.**

Flores du Sud-Est africain : Namib, **Na**; Namaqualand, **Ny**; Karroo, **Kar.**

Flore capienne, **C.**

Flores afromontagnardes : natalienne, **Na**; knysnienne, **Ky.**

semi-décidues (semi-caducifoliées), dans celles où existe, coupant le régime des pluies, le répit d'une courte saison sèche.

On y distingue des sous-types écologiques : flores des secteurs marécageux, flores ripicoles, mangrove sur le littoral de la mer.

B. — FLORE SÈCHE, occupant autour de la forêt dense humide équatoriale, des étendues considérables sur tout le continent du nord au sud et de l'ouest à l'est. Sous des climats à saison sèche plus ou moins longue, c'est la flore de formations forestières variées, allant des « forêts sèches denses » — formations fermées qui paraissent succéder aux forêts denses humides, dans un système écologique logique —, aux « forêts claires », formations plus ou moins ouvertes où le peuplement des arbres domine une strate herbacée continue — aux « savanes boisées », formations forestières très ouvertes, où une strate arborescente arbustive plus ou moins dégradée lutte pour la vie contre des strates herbeuses parfois denses favorisées par les « feux de brousse » de saison sèche. On peut joindre à ce type de flore sèche celle des fourrés, qui sont des types écologiques.

Cette flore sèche est celle de la vaste région soudano-zambézienne ainsi nommée parce qu'elle couvre toute l'Afrique sèche depuis le Soudan dans l'hémisphère nord jusqu'au Zambèze et l'Angola dans l'hémisphère sud.

On sépare justement de cette région une sous-région sahélienne, qui groupe de vastes domaines parfois sub-désertiques : saharo-sahélien et sahélien compris entre le désert du Sahara et le Soudan, somalo-kényen (éthiopien) au nord-est de l'Afrique orientale et, en Afrique australe, kalaharien dans l'Ouest, et du Veld dans l'Est. La flore de cette sous-région sahélienne est, à l'exception d'éléments soudano-zambéziens, une flore spéciale, typifiée physionomiquement par les *Acacia* et des paysages forestiers très ouverts, à aspect de forêt claire ou de savane boisée. Le sol est couvert de formations graminéennes plus ou moins continues, non régulièrement dévastées par les « feux de brousse » de saison sèche.

C. — FLORE STEPPIQUE sub-désertique du Sud-Est africain (Namib, Namaqualand et Karroo) entre le Kalahari sahélien et l'océan atlantique.

D. — FLORE CAPIENNE en Afrique du Sud, d'origine tropicale mais non africaine, dans une bande étroite de fourrés et de steppes.

E. — FLORE AFROMONTAGNARDE des montagnes de l'Afrique orientale, depuis l'Éthiopie jusqu'à la Province du Cap, mais également sur les montagnes de l'Afrique occidentale. Flore de forêt dense, distincte de la forêt planitiaire.

Nous distinguons, à l'extrême sud de la région afromontagnarde, un sous-type natalien et knysnien.

Toutes ces flores humides et sèches appartiennent à des régions phytogéographiques bien déterminées géographiquement et bioclimatologiquement. Elles comprennent certains genres communs, mais peu d'espèces

communes. En particulier les espèces de forêts sèches ne peuvent, sauf exceptions rares, vivre dans les forêts humides et inversement, même celles qui sont taxonomiquement proches d'espèces de forêt humide. Les domaines floristiques peuvent s'interpénétrer à la faveur de conditions écologiques locales. Ils peuvent aussi s'accroître les uns aux dépens des autres sous des causes externes temporaires perturbantes, mais si l'équilibre écologique a le temps de se rétablir, l'une ou l'autre flore reprend son emprise. Elles sont stables dans des limites bioclimatiques bien définies.

II. — L'HISTOIRE DES FLORES AFRICAINES

A. — FLORE GUINÉO-CONGOLAISE HUMIDE

La région guinéo-congolaise est divisée en 3 domaines principaux : libéro-ivoréen (Libéria, Côte d'Ivoire), camerouno-gabonais (Cameroun, Gabon), congolais (Congo).

Flore de la forêt dense humide sempervirente, ou semi-décidue vers les lisières. La plupart des grandes familles tropicales — ou presque — des régions tropicales humides sont présentes. L'endémicité est faible à l'échelon des familles. On compte ordinairement 6 petites familles endémiques : Scytopétalacées, Hoplestigmatacées, Octoknématacées, Pandacées, Lépidobotryacées, Pentadiplandracées.

Les familles les plus abondamment représentées sont, par ordre d'indice de volume générique : Légumineuses (20 %), Euphorbiacées (13 %), Annonacées (8 %), Sapotacées (7 %), Flacourtiacées (6 %) — proportions très approximatives.

A côté soulignons la pauvreté ou même la rareté en Composées, Palmiers, Monimiacées, Bignoniacées, Humiriacées, Bombacacées, Lauracées, Lécythidacées, Myrtacées, Diptérocarpacées, et plus significativement encore l'absence de Protéacées, Icacinacées, Cunoniacées, Hamamélidacées, Oliniacées, Musacées, Eléocarpacées, Magnoliacées, Canellacées, Célastracées, etc., Gymnospermes (à l'exception cependant du genre *Gnetum* dans un secteur congolais). Ce hiatus africain dans la distribution mondiale de la flore pantropicale sera évoqué plus loin sous le titre de « La disjonction africaine ».

En revanche l'endémisme générique est très grand. Une analyse faite par sondage statistique sur prés de 500 genres appartenant à 45 familles montre environ :

2/3 de genres endémiques africains;

1/3 de genres communs avec d'autres continents, se divisant en 12,4 % de genres pantropicaux, 14,6 % paléotropicaux et 6 % néotropicaux.

L'endémisme africain est très fort. Cette flore n'est pas une flore « africano-zeylanaise », ni une flore « indo-malaise » comme certains auteurs l'ont proposé. Il est à remarquer qu'en dépit de la soudure des deux continents Afrique-Amérique du sud qui s'est maintenue jusqu'au Jurassique (120-150 M.A.), le nombre de genres néotropicaux est relative-

ment faible ce qui est le signe soit d'une provenance de centres d'origines distincts, soit d'évolutions phylogénétiques séparées dans le cas de mêmes communautés d'origine.

La répartition générique dans cette vaste région n'est pas homogène. L'endémisme domanial et l'endémisme interdomanial (commun à plusieurs domaines) sont accentués. Un sondage portant sur 45 familles et 420 genres de la région indique :

122 genres endémiques domaniaux ou interdomaniaux dans le domaine camerouno-gabonais,
56 genres endémiques domaniaux ou interdomaniaux dans le domaine congolais,
48 genres endémiques domaniaux ou interdomaniaux dans le domaine libéro-ivoréen,

soit environ un peu plus de la moitié de genres endémiques domaniaux ou interdomaniaux dans la région. En particulier l'endémisme proprement congolais est presque 10 fois plus faible en Afrique équatoriale centrale (Congo) que l'endémisme domanial du Cameroun-Gabon.

La forêt guinéo-congolaise humide s'étend presque symétriquement de part et d'autre de l'équateur sur environ 4-5°, avec un prolongement à l'Ouest le long du Golfe de Guinée, qui laisse encore des vestiges jusqu'à son extrême limite, la presqu'île du Cap Vert, et un autre au sud au nord-ouest de l'Angola. Cette forêt atteint à l'Est le fossé tectonique des grands lacs de l'Afrique orientale. Plus à l'Est dans un domaine savanicole on la retrouve en îlots sur des massifs montagneux en mélange avec la flore afromontagnarde et aussi, mais très appauvrie, dans des formations littorales du Kenya et de Tanzanie.

Ses contours sont quelquefois extraordinairement découpés en golfes profonds.

L'hétérogénéité de la composition floristique est de règle dans la forêt dense humide où des centaines d'espèces se disputent, avec les avantages ou les désavantages de leur tempérament respectif, la place à la lumière et dans le sol. En dépit de conditions écologiques relativement stables dans toute l'aire, la variation phylogénétique, par ailleurs inexpliquée, est grande entre genres monospécifiques, paucispécifiques, et multispécifiques (**23**).

La densité des genres endémiques est variable dans les différents domaines. Elle peut s'expliquer par les modifications survenues à différentes époques dans l'emprise de la forêt, les secteurs longtemps stabilisés conservant une flore plus riche que ceux où elle fut très mouvante, soit en progression soit en régression.

Il existe des genres ou des espèces qui, favorisés par une biologie expansive, deviennent, dans certains secteurs, particulièrement abondants et assez caractéristiques, tant en nombre dans la composition que par l'aspect immédiat de la forêt, pour être désignés utilement comme types représentatifs locaux. Exemples : Forêt à *Gilbertiodendron dewevrei*, à Légumineuses (Gabon-Cameroun), à *Lophira alata*, à *Sacoglottis gabonensis*, à Okoumé (ce type étant d'origine secondaire anthropique), à *Des-*

bordesia et *Calpocalyx*, à *Cynometra alexandrii*, à *Brachystegia laurentii*, à *Scorodophlœus zenkeri*, etc.

L'existence signalée plus haut de genres non endémiques africains résulte évidemment de la commune origine des flores tropicales dans la bande permo-triasique laurasienne, des connections qui s'y établirent entre les divers centres et finalement aussi des mélanges de flores qui s'établirent entre continents avant l'éclatement du Gondwana. Il convient ici de souligner encore la médiocre proportion de genres communs à l'Afrique et à l'Amérique, environ 18 % (12,4 % + 6 %) d'après notre sondage, dont 6 % seulement de genres néotropicaux. On aurait compris une plus grande proportion, en raison de la longue durée de la liaison Afrique-Amérique du sud. Il faut observer que l'Amérique du sud ne fut soudée qu'à la partie sud de l'Afrique (l'actuelle Afrique australe), et qu'ainsi elle fut relativement longtemps éloignée de la bande équatoriale lorsque celle-ci était située plus au nord. Les éventuels échanges intercontinentaux des flores humides furent donc difficiles. C'est pourquoi des familles abondamment représentées dans la flore humide américaine, issues sans doute de centres d'origine situés vers l'Ouest de la bande équatoriale laurasienne et d'une évolution gondwanienne proprement américaine, le sont très pauvrement en Afrique. Ex. Vochysiacées, 1 genre à 1-2 espèces en Afrique; Humiriacées, 1 seule espèce de *Sacoglottis* en Afrique. Parmi les genres : *Heisteria* (40 sp. amér., 2-3 sp. afr.); *Aptandra* (4 sp. amér., 1 sp. afr.); *Copaifera* (25 sp. amér., 5 afr.); *Swartzia* (70 sp. amér., 4 sp. afr.); *Guarea* (170 sp. amér., 7 sp. afr.); etc. Inversement quelques genres africains multi-spécifiques n'ont détaché qu'une espèce en Amérique du sud, tels *Pterocarpus*, *Dialium*, *Gambeya*, *Mostuea*, *Milletia*, *Parinari*. On peut aussi se demander si certaines de ces liaisons sporadiques ne résultent pas de transports transocéaniques relativement récents.

Les liaisons floristiques, à l'échelle des familles et des genres, entre l'Afrique et la flore indomalaise sont plus importantes. Près de 30 % des genres sont communs, dont environ 15 % endémiques intercontinentaux, Afrique-Sud-est-asiatique. Cependant l'Afrique équatoriale occidentale et centrale où actuellement se concentre surtout la flore africaine humide n'a jamais été reliée directement par voie terrestre à l'Asie du sud-est et à la Malaisie. Elles furent toujours séparées par la mer mésogéenne et ses extensions. Il faut alors remonter à une plus lointaine origine des flores tropicales où elles pouvaient communiquer entre elles dans la bande équatoriale laurasienne mère, dont il ne subsiste plus aujourd'hui que le centre permanent extrême oriental, en Asie du sud-est et en Malaisie. C'est sans doute l'explication de la présence de ces genres extrême-orientaux qui ne sont représentés que par des aires très réduites, ou même par des espèces uniques sur les côtes de l'Afrique occidentale, séparés donc des aires principales extrême-orientales par des diastèmes considérables. Nous avons déjà cité plusieurs exemples (**22**) : *Sindora* [1], *Ctenolophon*, *Tarrietia*, *Canarium*,

1. Par exemple Mme Van Campo a rapproché du pollen du *Sindora klaineana* celui d'une espèce de la Sibérie occidentale, du Jurassique-Paléocène, *Loranthacites pilatus* (Grana Palynologica *4* (3), 1963). Peut-être pourrait-on voir dans l'espèce sibérienne le chaînon d'un âge crétacé qui manque entre le Gabon et l'Asie du Sud-Est.

Hildegardia, Ventilago, Mezoneurum, Pterolobium, Ancistrocladus, Morus.

Il y eut vraisemblablement aussi des communications établies par les rives de la Mésogée, notamment dans les mangroves qui les bordaient.

B. — FLORE SOUDANO-ZAMBÉZIENNE

a. FLORE SOUDANIENNE

La sous-région soudanienne, par ses deux domaines, soudanien dans l'hémisphère nord, angolo-zambézien dans l'hémisphère austral, entoure la région guinéo-congolaise. C'est ainsi qu'en franchissant les lisières de la forêt dense humide on entre brusquement dans des paysages de savanes boisées, plus ou moins ouvertes par les feux de brousse annuels, lesquels sont un très important facteur biophytogéographique de toute l'Afrique sèche.

La flore sèche soudanienne est encore riche, mais beaucoup moins que la flore guinéo-congolaise. Les affinités des deux flores sont évidentes et celà a posé le problème de la dérivation des flores sèches à partir des flores humides (Théorie de BEWS) ou même l'inverse. Il y a des arguments pour chacune des deux thèses opposées.

Cependant ces deux flores africaines humides et sèches sont systématiquement et biologiquement distinctes. Sauf quelques cas sur lesquels nous reviendrons, aucune espèce de forêt dense humide ne vit dans les régions sèches et inversement. On peut mal s'expliquer comment une adaptation aux conditions biologiques de la savane ou de la steppe ait pu se faire à partir de groupes végétaux de la forêt dense humide ou inversement, connaissant la coupure biologique brutale entre la vie en forêt humide et celle dans les savanes. En réalité, à l'origine il est vraisemblable qu'il n'y eut pas comme aujourd'hui brusque passage de la forêt humide à la savane boisée, mais transition par des types de forêts sèches denses puis de forêts claires, avant que celles-ci ne se dégradent lentement vers les actuelles savanes boisées. Sans doute des changements climatiques lents et prolongés durant des millions d'années ont pu entraîner une évolution phylogénétique sans heurts.

La flore humide guinéo-congolaise compte 41 genres communs avec la flore soudanienne, ce qui représente une part très importante de la flore soudanienne, environ 44,5 %, mais 8 % seulement de la flore guinéo-congolaise. Ces proportions semblent bien indiquer que la flore sèche soudanienne et la flore guinéo-congolaise eurent à l'origine des souches communes.

La famille des Légumineuses occupe dans les deux flores une place prépondérante. Plus rarement des familles absentes dans la flore guinéo-congolaise sont parfois présentes dans la flore soudanienne (Protéacées, Ericacées), mais de très nombreuses familles guinéo-congolaises en sont absentes. Graminées et Combrétacées abondent dans la flore soudanienne.

Il n'y a aucune famille endémique; l'endémisme générique est faible; l'endémisme spécifique est fort. Contrairement aux formations humides,

il y a peu de lianes et peu d'épiphytes. Cette sous-région est particulièrement le domaine commun et compétitif des Graminées, des plantes herbacées en général.

Un sondage portant sur 92 genres, sur leurs affinités floristiques intercontinentales probables indique 33,6 % de genres pantropicaux, 19 % de genres paléotropicaux, 4 % de genres néotropicaux et 38 % de genres africains, soit environ 3/5 de genres extra-africains pour 2/5 de genres africains. L'explication de ces caractéristiques est la même que celle que nous avons donnée à propos de la flore guinéo-congolaise.

Les relations avec la flore sèche américaine sont parfois curieuses. C'est ainsi qu'il existe dans la sous-région soudanienne sur des aires très importantes une espèce d'*Andira* (30 sp. en Amérique du sud), une espèce de *Swartzia* (70 sp. am.), 2-3 espèces d'*Annona* (110 sp. am.), un *Prosopis* (35 sp. am.). Le *Spondias mombin* américain a probablement été introduit au Soudan pour ses fruits.

Il est intéressant de comparer les flores des deux sous-régions, soudanienne au nord, angolo-zambézienne au sud de la bande guinéo-congolaise qui les sépare et interdit pratiquement les passages d'espèces de l'une dans l'autre (exception faite de quelques espèces ripicoles). Le couloir étroit de l'Oukamba, libre de forêt dense, qui existe dans les secteurs maritimes du Kenya et de Tanzanie paraît par son exiguïté peu propice à l'échange de flores entre les deux sous-régions.

Ces deux domaines sont typifiés par des endémismes, spécifiques et génériques, mais, en dépit des différences le fait essentiel est l'homogénéité générale des deux groupes floristiques nord et sud. Quelques observations fondamentales que nous utiliserons pour retracer l'histoire des flores doivent être faites :

1) Il existe souvent de part et d'autre dans les deux domaines des espèces ou groupes d'espèces homologues (vicariantes). Quelques espèces communes également ex. : *Burkea africana*, *Erythrophleum africanum*, *Swartzia madagascariensis*, *Trichilia emetica*, *Sterculia setigera*, *Holarrhena febrifuga*, etc.

2) La flore sèche angolo-zambézienne est nettement plus riche en genres et espèces que la flore sèche soudanienne.

3) Ces flores ont des compositions très mélangées. Cependant quelques espèces sont parfois dominantes, notamment dans des types de forêts claires. Le domaine austral est très caractéristique par ses forêts claires à *Brachystegia*, *Isoberlinia*, *Julbernardia*; à Diptérocarpacées, *Monotes* et *Marquesia*; à *Uapaca*, à *Cryptosepalum*, etc.

On retrouve certaines de ces forêts claires dans le domaine soudanien mais alors ne comptant plus qu'un très petit nombre d'espèces caractéristiques; 1-2 *Isoberlinia*, 1 *Uapaca*, 1 *Monotes*, par exemple. Les *Brachystegia* si typiques du domaine austral sont ici absents. Les forêts claires d'*Anogeissus* sont soudaniennes et non angolo-zambéziennes; le genre *Anogeissus* est d'ailleurs connu par de nombreux fossiles dans tout le Sahara.

4) Dans le domaine soudanien, un fait important apparaît. Il existe,

dans la flore, des espèces arborescentes qui ont une espèce sœur dans la proche forêt guinéo-congolaise. Elles ne se séparent que par des caractères morphologiques secondaires. Ce sont des espèces vicariantes à biologie différente (écophylétiques). De semblables liaisons n'apparaissent pas dans le domaine angolo-zambézien. Le rapprochement de la flore soudanienne avec la flore guinéo-congolaise est très marqué par quelques espèces binômes endémiques remarquables, par exemple des genres : *Detarium*, *Bombax*, *Lophira*, *Daniellia*, *Pericopsis*, *Uapaca*, *Khaya*, etc.

Nous tirerons plus loin les conclusions de ces observations.

b. FLORE SAHÉLIENNE

Au nord la sous-région sahélienne comprend : un domaine sahélien proprement dit, puis, en bordure du Sahara, un domaine saharo-sahélien. La transition du premier au suivant est insensible. On passe des savanes boisées soudaniennes à des savanes ou des steppes peu boisées, comportant des peuplements d'arbres ou arbustes épineux, surtout des *Acacia ;* puis les boisements s'éclaircissent encore plus en approchant du Sahara. Il en est de même de la strate herbeuse qui, continue et dense dans le sud, s'ouvre de plus en plus jusqu'au désert nu.

La sous-région sahélienne à l'Est, sous l'équateur, aux confins éthiopien-somalo-kenyen, comprend un domaine assez distinct des deux autres que nous appelons domaine somalo-kenyen.

La flore des deux domaines prédésertiques sahéliens est pauvre, pauvre aussi en succulents caractéristiques des zones désertiques, sans endémisme générique, avec un faible endémisme spécifique. Elle est quelque peu enrichie vers le sud par des intrusions de la flore soudanienne. Elle est caractérisée : par des espèces d'*Acacia*, formant souvent des peuplements clairs, une zygophyllacée épineuse *Balanites ægyptiaca*, *Salvadora persica* panafricain, des *Zizyphus* épineux, des *Commiphora* et *Boswellia* constitués parfois en peuplements purs étendus, des *Calotropis* charnus au suc laiteux et des Capparidacées (*Mærua*, *Cadaba*, *Boscia*, etc.).

La région sahélienne avec ses rares plantes succulentes, ses rares formes d'adaptations xérophytiques est l'antichambre d'un désert jeune, quaternaire. Le Sahara n'est cependant pas un vide floristique [1]. Les nombreuses plantes annuelles (flore d'acheb) lui confèrent une originalité.

Le domaine somalo-kenyen est une zone de steppes herbeuses, steppes à épineux et de savanes herbeuses, quelquefois boisées (sols argilo-sableux), coupées de fourrés et de galeries forestières. La flore est relativement riche par comparaison avec celle des deux précédents domaines.

Contrairement à ceux-ci elle est caractérisée par ses succulents et ses arbrisseaux à tiges monstrueuses : *Trematosperma* et *Pyrenacantha* (Icacinacées), *Obetia* (Urticacées), *Adenium* (Apocynacées). Comme dans toute

1. De nombreux inventaires ont été faits : MAIRE au Hoggar (1921), 350 spp., MONOD au Tibesti (1939-40) plus de 300 sp., QUÉZEL au Tibesti, 568 sp., OZENDA au Sahara septentrional et central, plus de 700 sp., CARVALHO & GILLET, Ennedi, 410 sp.

la sous-région sahélienne, les *Acacia* sont très nombreux, les *Commiphora* (40 sp.) et *Boswellia* (8 sp.) sont beaucoup plus nombreux que dans les deux précédents domaines.

Il est remarquable d'y constater la présence d'espèces de légumineuses arborescentes communes avec Madagascar, des genres *Cadia* (présent aussi au Yémen) et *Delonix*; de genres endémiques de Papilionacées monotypiques (*Platycelyphium*, *Dicræopetalum*), puis de plusieurs genres de Césalpiniées qui n'existent pas dans les régions sahélienne et soudanienne (*Cordeauxia* endémique, *Peltophorum*, *Pterolobium*, *Bussea*, *Cæsalpinia*). A signaler aussi : avec *Salvadora persica* et *Dobera* tous deux de la famille des Salvadoracées, plusieurs *Balanites* et une Ulmacée endémique *Barbeya*.

Ce domaine se présente comme un carrefour d'espèces des régions très sèches, de l'Afrique saharienne orientale, australe, méditerranéenne, et d'Arabie méridionale. Lebrun avec raison l'a apparenté avec son domaine oriental.

Des rapports entre les flores soudano-sahéliennes et les flores sèches de l'Inde péninsulaire

Les ressemblances floristiques et des paysages sont frappantes. On reconnaît dans cette flore sèche indienne beaucoup de genres et même d'espèces des flores soudanienne et sahélienne (19). Sans aucun doute floristiquement l'Inde fit partie jusqu'au mi-Tertiaire (40 M.A.) du continent africain. Les liaisons floristiques possibles aujourd'hui avec l'Afrique sèche du Nord-Est sont quasi inexistantes, à travers les déserts asiatiques du Sind, du Punja, du Balouchistan et d'Arabie. Au début du Tertiaire la péninsule indienne était encore ancrée à l'Arabie, les communications avec la flore africaine étaient donc faciles. Les noms déjà donnés à cette flore soudano-sahélienne de « soudano-deccanienne » et de « saharo-sindienne » sont parfaitement justifiés. Les forêts claires indiennes à *Boswellia*, à *Anogeissus*, la présence des *Salvadora* et *Balanites*, classent typiquement l'Inde sèche en Afrique soudano-sahélienne. Dans les fourrés sclérophytiques de la côte carnatique à l'Est on retrouve aussi beaucoup de genres typiques de la flore africaine sèche.

Domaine kalaharien

Il est, en Afrique australe, l'homologue par rapport à l'Équateur du domaine sahélien dans l'hémisphère boréal. Très étendu, il couvre les terres basses du sud de l'Angola, la plus grande partie du S-W africain, le Betchuanaland et partie des pays voisins dans le bassin du Limpopo.

On le divise en deux secteurs. Le Kalahari « extérieur » s'étend presque de part en part en Afrique australe. Il est très caractérisé par l'existence de forêts sèches claires ou denses, parfois pures ou presque, de deux Césalpinioïdées : *Colophospermum mopane* et, dans une aire moindre, *Baikiæa plurijuga*. Les premières dominent dans la vallée du Zambèze presque jusqu'à la mer;

elles occupent toute la région sud de la Rhodésie et la vallée du Limpopo. En dehors de ces forêts, ce sont des régions de savanes à *Eragrostis* et de steppes boisées à épineux où abondent : les *Acacia* et les Combrétacées, notamment *Terminalia sericea*, et où se retrouve *Burkea africana* panafricain, toujours des Légumineuses dont 2 genres de Papilionacées, *Bolusanthus* endémique, *Xanthocercis*, et le baobab (*Adansonia digitata*). Cette savane boisée recouvre des dunes fixées. Au bord des cours d'eau, deux palmiers, *Hyphaene* et *Phoenix*.

Le secteur kalaharien intérieur, au sud du premier, comprend des zones désertiques sableuses sur les confins du sud-ouest du Betchuanaland, de l'Est du S-W africain et du nord-ouest de la République d'Afrique du Sud au nord du fleuve Orange. Les *Acacia* sont parsemés sur les dunes. A signaler deux Bignoniacées arbustives épineuses du genre monotypique endémique *Catophractes* et du genre *Rhigozum*.

Domaine du Veld

Il comprend des savanes sur des plateaux d'altitude moyenne (750-1 200 m), le « busbveld », et le « high veld » à des altitudes supérieures (1 200-1 500 m). La flore pauvre des savanes boisées sur sols sableux et des savanes à épineux sur sols de tourbe noire rappelle la flore kalaharienne. Ces savanes à *Hyparrhenia* comptent de nombreux *Aloe* et des *Euphorbia*.

Le « high veld » sur les vastes hauts plateaux du Transvaal à l'ouest de l'escarpement des Drakenbergen, est couvert d'une savane-steppique à *Themeda triandra* (short grass), presque sans arbres sauf le long des rivières permanentes. Les plantes herbacées et les plantes à bulbe sont communes sur les sols profonds. A noter un *Salix capensis* ripicole. Cependant en dépit de la présence de quelques espèces d'*Acacia* le rapprochement avec la sous-région sahélienne n'est pas certain. Aucune information ne nous est connue sur d'éventuels types primitifs de la flore.

HISTOIRE GÉNÉRALE DES FLORES SOUDANO-ZAMBÉZIENNE ET GUINÉO-CONGOLAISE

La flore soudano-zambézienne et la flore guinéo-congolaise ont, en dépit de la différence considérable de leur densité floristique, une homologie initiale certaine. Elles eurent à l'origine un même berceau. Nous l'avons théoriquement conçu dans une bande équatoriale permo-triasique supposée être donc celle de la naissance des premières Angiospermes. Elle s'étendait dans la Laurasie de l'Indo-Malaisie à l'Alaska. Les premiers groupements se constituèrent dans divers centres qui eurent entre eux des contacts et des échanges. A l'ouest, au nord de l'Amérique du nord, furent issus les groupements qui sont un des fondements principaux de la flore américaine tropicale, un second en Europe-Asie de l'Ouest; un troisième sud-asiatique et malais, le seul demeuré en place et encore actuel.

Au cours du déplacement général des flores tropicales vers le sud et

en particulier de l'invasion du Gondwana au centre de la Pangée, l'Afrique fut atteinte par le flux floristique échappé de ce qui devait devenir l'Europe et les secteurs adjacents asiatiques. Outre des fossiles, certains genres appartenant à des familles tropicales, laissèrent en place des espèces adaptées à des climats tempérés chauds et alors toujours vivantes dans leur descendance phylétique. Elles sont assez nombreuses dans les régions des U.S.A. tempérées chaudes. Dans la région méditerranéenne citons les genres *Cercis*, *Ceratonia*, *Celtis*.

Une flore sèche tropicale envahit d'abord toute l'Afrique, du nord au sud, à mesure que la Pangée se déplaçait en bloc vers le N-NE. La bande équatoriale plus tard suivit avec sa flore laurasienne enrichie des apports cumulés d'une flore nouvelle gondwanienne laquelle ajoutée à la première constitua l'archétype de l'actuelle flore de la forêt dense humide. Au Crétacé nous supposons qu'elle fut à hauteur du Sahara moyen. L'occupation du Sahara par une flore crétacée successivement sèche et humide est prouvée par les fossiles (1). Malheureusement à ce jour les trouvailles fossiles ne permettent pas encore de retracer avec quelque sûreté les voies de migrations. Elles existèrent vraisemblablement à l'Ouest (Rio de Oro), au Sahara central et à l'Est (Égypte, Turquie occidentale).

Dans son déplacement vers le sud, la flore humide submergea évidemment la flore sèche déjà installée, quoique on puisse concevoir que des mélanges de ces flores purent coexister, au moins temporairement. Aujourd'hui encore en Afrique occidentale dans les rares restes de la forêt dense sèche, on rencontre — mais non loin de la forêt dense humide — des espèces qui normalement appartiennent à celle-ci. Mais il est évident qu'une grande partie de la flore sèche ne pouvait survivre au flux floristique équatorial humide.

Nous trouvons déjà dans cette progression de la flore humide l'explication du fait noté plus haut de la pauvreté relative de la flore sèche boréale par rapport à la flore sèche australe homologue laquelle n'a pas connu cette irruption d'une forêt dense humide mésozoïque et prétertiaire. Des espèces de la forêt sèche vraisemblablement aussi s'adaptèrent à de nouvelles conditions biologiques humides. D'une part certaines espèces, d'*Acacia* de *Combretum* par exemple, arbustives héliophiles, en formation sèche, s'adaptèrent au nouveau milieu humide prenant des formes lianoïdes en vivant dans les cimes des arbres de la forêt dense. Mais au-delà, il est probable que certaines autres espèces d'arbres ou d'arbustes, s'adaptèrent au nouvel environnement, donnant naissance à ces espèces vicariantes d'espèces de forêt sèche soudanienne qui adaptées vivent aujourd'hui dans la forêt dense humide. Là est l'explication de ces espèces jumelées écophylétiques que nous avons signalées plus haut, l'une demeurée en savane, l'autre émigrante en forêt. Par exemple : *Lophira alata* ayant son aire en forêt guinéo-congolaise, et *Lophira procera* dans la sous-région soudanienne; *Detarium senegalense* en savane, *Detarium microcarpum* en forêt, *Pericopsis laxiflora*

1. De nombreux chercheurs, suivant Boureau, découvrirent bois et pollens fossiles (pour ne citer que les français : Lecointre, Koeniguer, Magnien, Lefranc, Louvet).

espèce de savane, *Pericopsis elata*, espèce de forêt humide, *Bombax costatum* en savane et *Bombax buonopozense* en forêt, etc. Ces espèces jumelées sont pour nous une des preuves du passage de la bande équatoriale humide à travers les régions aujourd'hui sahéliennes et soudaniennes dans le domaine de la flore sèche au nord de l'Équateur.

La forêt dense humide s'est donc incrustée au sein des forêts sèches, coupant l'Afrique sèche en deux parties floristiquement homologues, boréale et australe, complètement séparées, ou presque, aujourd'hui. C'est cette homologie floristique de l'Afrique sèche du nord et du sud qui est la meilleure preuve que la flore sèche a précédé en Afrique continentale la flore humide, mais chacune des deux flores, sèche et humide, par contact, adaptation, et mutation a modifié plus ou moins la composition de l'autre.

HISTOIRE PLIO-QUATERNAIRE DE LA FLORE GUINÉO-CONGOLAISE

La flore humide équatoriale s'est-elle définitivement stabilisée entre le seuil du quaternaire et nos jours? Celà est douteux. L'intrication plus ou moins confuse des aires dans l'actuelle forêt dense humide, les variations brusques dans la densité générique et spécifique à l'intérieur de cette forêt, laissent supposer des brassages floristiques. La richesse de la région australe, enveloppant la forêt humide au sud de ses lisières, en grandes espèces grégaires groupées en forêts claires dont la flore est étroitement apparentée à celle de la forêt équatoriale : forêts claires à *Brachystegia*, à *Uapaca*, à *Baikiaea*, à *Colophospermum mopane* etc. (formations reliques mais d'une grande vitalité), fait concevoir une ancienne occupation d'une partie de l'Afrique australe par la forêt humide guinéo-congolaise, suivie d'un retrait vers le nord, vers sa position actuelle. Faut-il mettre en cause des mouvements de l'écorce terrestre, ayant entraîné la bande équatoriale jusqu'à une position située au sud de la position actuelle, puis un mouvement en sens contraire, jusqu'à la fixation actuelle. Je ne saurais aller aujourd'hui jusque là. Toutes les modifications de la forêt guinéo-congolaise dont nous constatons les traces relèvent d'une explication autre que celle des déplacements d'ensemble du socle du continent africain.

Non moins curieuse est l'existence de part et d'autre de la bande équatoriale actuelle de zones périphériques de savanes herbeuses ou pauvrement boisées sous des climats cependant toujours forestiers, intercalées entre les lisières de la forêt et celle de la zone des savanes boisées et des forêts claires à la flore soudano-guinéenne. Il y a en quelque sorte au nord comme au sud de l'Équateur, un « hiatus forestier », un vide floristique plus ou moins large, comme si des contractions relativement récentes de la masse forestière équatoriale, avaient laissé en se retirant une zone « vide », appauvrie; contractions si le retrait forestier se fit simultanément sur les lisières nord et sud, ou pulsations s'il s'agissait d'un déplacement d'ensemble vers le sud, suivi d'un mouvement en sens inverse vers la position de départ. Des explications anthropiques sont localement valables, mais elles ne suffisent pas dans le cas d'une bande périphérique de grande ampleur.

Les lisières forêt-savane furent mouvantes, et le sont encore. On peut

constater aujourd'hui comment par divers processus la forêt peut avancer sur les savanes environnantes. Dans certains cas on observe que des galeries forestières prolongent en savane l'emprise de la forêt au delà des lisières. Elles se rejoignent parfois, quadrillant le terrain. A l'intérieur d'un quadrilatère isolé de savane, si celle-ci ne brûle pas, les lianes sortent du milieu forestier, progressant puis étouffant les herbages, tandis que des semis forestiers s'installent. La progression des lisières forestières finalement submerge puis étouffe la savane. Quelquefois il y a une véritable envolée des semis d'espèces héliophiles forestières qui garnissent rapidement les vides.

Ailleurs la progression forestière s'effectue de point d'appui en point d'appui. Des arbres isolés réussissent d'abord à s'installer en savane. Sous leur ombrage protecteur d'autres plantes forestières se pressent, formant un îlot. Celui-ci s'agrandit ensuite par progression de ses lisières. Finalement ce sont des boqueteaux aux contours arrondis qui parsèment la savane. S'ils ne sont pas gênés par les feux de brousse, ils finissent par se rejoindre et à marquer une avance définitive des lisières anciennes de la forêt.

Autre indice de probabilité de migrations quaternaires de la forêt guinéo-congolaise : la présence de taches de savanes herbeuses, d'étendues plus ou moins importantes, à l'intérieur même de la forêt humide. Les unes sont très récentes et d'origine anthropique; d'autres sont nettement édaphiques (sols latéritiques rocheux en surface), d'autres enfin paraissent anciennes et en voie de lente régression devant l'expansion constatée de la forêt humide qui les entoure. Toutes marquent des traces d'un recul ancien de la forêt, en rapport avec des péjorations du climat, suivi d'une tendance à la reprise du terrain par la forêt actuelle (**21**).

Les déplacements de la flore consécutifs à des variations climatiques expliquent les variations locales de la composition floristique, la flore s'appauvrissant ou même disparaissant dans les secteurs où la sècheresse s'accentue, et au contraire se maintenant dans des secteurs écologiquement plus favorisés. Ceux-ci forment alors de véritables bastions floristiques, généralement en altitude, plus ou moins isolés, lesquels dans le cas d'un retour à des conditions climatiques meilleures constituent des centres de dispersion d'espèces qui en sortent pour coloniser les secteurs précédemment affectés par des péjorations climatiques.

Nous savons qu'au Quaternaire, de grands changements de climat, influençantl 'hydrographie et la végétation, affectèrent le Sahara, dûment prouvés par l'étude des macrofossiles et des pollens fossiles et par des relictes de l'ancienne végétation méditerranéenne ou tropicale qui alternativement s'installa dans le désert réhumidifié. Tous ces changements qui ont nécessairement affecté la zone équatoriale elle-même sont peut-être à mettre en parallèle avec des glaciations quaternaires.

Les apophyses de la forêt guinéo-congolaise, le long du Golfe de Guinée d'une part jusqu'à la presqu'île du Cap Vert, d'autre part au sud en Angola dans la région de Luanda, et plus encore les extensions de la flore montagnarde en Afrique orientale, parallèlement aux côtes de l'Océan Indien de l'Éthiopie à la province du Cap en Afrique du Sud (Flore knys-

nienne), témoignent aussi de poussées à l'époque quaternaire de la forêt dense humide hors de son territoire bioclimatique moyen.

Nous avons dit que les espèces de forêt sèche n'étaient pas adaptées au milieu de la forêt humide. Il y a cependant des exceptions aberrantes. Il arrive de trouver en pleine forêt dense humide des individus appartenant à des espèces de forêt sèche. Généralement leur port est caractéristiquement celui des espèces de la forêt sèche différent de celui des espèces de la forêt dense. Pour nous ce sont des témoins exceptionnels de modifications relativement récentes de la forêt dense humide et d'adaptations au moins temporaires. C'est ainsi que nous avons trouvé en forêt dense de la Côte d'Ivoire par exemple : *Detarium microcarpum*, essence soudanienne, *Afzelia africana*, espèce de transition forêt-savane, *Chlorophora regia*, *Cussonia bancoensis*, etc.

DISJONCTIONS AFRICAINES (12)

L'étude de la chorographie des taxons, à l'échelle mondiale, fait ressortir de nombreux cas de disjonctions africaines, à l'échelle des genres, des tribus et des familles. Ces taxons ont une aire géographique américaine et une autre en Asie-Océanie, sans aucune représentation africaine intermédiaire. Citons à l'échelle des familles : Magnoliacées, Symplocacées, Sabiacées, Actinidiacées, Wintéracées, Illiciacées, Schizandracées, Myrtacées (à l'exception du genre pantropical *Eugenia*), Lauracées (sauf 2-3 espèces d'*Ocotea* et du genre pantropical *Beilschmiedia*), Théacées (Ternstroemiacées) sauf rares exceptions, etc. Ce vide floristique peut s'expliquer par l'absence de ces familles dans le centre initial « européen » de dispersion, mais aussi par des obstacles aux migrations comme, par exemple, le franchissement de la Mésogée ou celui d'aires érémitiques (tel aujourd'hui le Sahara) ou encore, comme les cas que nous évoquons à propos de la flore montagnarde, la concurrence de la flore gondwanienne actuelle équatoriale éliminant une flore installée précédemment au cours de périodes plus tempérées.

Il convient de remarquer que certaines disjonctions africaines ne sont pas toutes étendues à Madagascar qui, bien qu'étant un morceau détaché de l'Afrique, a conservé une très nette individualité floristique. Par exemple l'Afrique est très pauvre en Lauracées, mais non Madagascar qui compte même des genres endémiques.

Non moins remarquable est une quasi disjonction africaine, lorsqu'une famille importante américaine et asiatique, n'est représentée que par un très petit nombre d'espèces en Afrique, dispersées souvent dans les montagnes, à l'Est ou à l'Ouest. C'est le cas par exemple de rares espèces de Théacées (*Melchiora*, *Ternstrœmia*) et de Monimiacées (*Glossocalyx* endémique à 3 espèces en Afrique équatoriale), *Xymalos* à 3 espèces en Afrique orientale (Madagascar en revanche compte 5 genres de Monimiacées). Ces espèces ont par leur répartition un caractère de relictes des relations intercontinentales d'avant le démembrement de la Pangée.

C. — FLORE STEPPIQUE OU DÉSERTIQUE DU NAMIB, NAMAQUALAND, KARROO

La flore tropicale africaine occupe encore les secteurs les plus arides à l'extrémité sud-ouest du continent, à l'état de steppes, devenant très ouvertes dans le désert côtier du Namib. Elle fait place plus au sud à une flore totalement différente, caractérisant un autre empire floristique, à la pointe même de l'Afrique, la flore du Cap, réduit à une petite et étroite aire côtière.

Les steppes de la région sud-ouest africaine sont monotones, de couleur grise ou brune, mais non verte. Le Karroo, très aride, est occupé par des steppes de sous-arbrisseaux nains, de succulents et de plantes à bulbes. La plus importante famille est celle des Composées, souvent à port de bruyères (*Pentzia*, *Pteronia*, *Senecio*, *Helichrysum*). Peu de Graminées. Nombreux *Euphorbia* épineux formant parfois des fourrés denses et élevés (Addobush). Également caractéristique du Karroo sont les Aizoacées, notamment de nombreuses espèces de *Mesembryanthemum*, des Crassulacées à feuilles succulentes (*Crassula*, *Cotyledon*), des *Pelargonium* à tiges succulentes (Géraniacées), des Stapéliées succulentes, de nombreux *Aloe*, *Zygophyllacées*, et ces Bigoniacées épineuses déjà signalées au Kalabari, *Rhigozum*, *Catophractes*.

La flore du type sahélo-soudanien est encore présente avec des *Acacia* dans les lits à sec des rivières, et de nombreuses Papilionées.

Le Namaqualand est une étroite bande s'étendant du nord au sud, séparant le Karroo de la bande côtière désertique du Namib. Il est formé de grands plateaux arides et pierreux, surmontés de « kopjes » et de « mesas ». Le caractère steppique du Karroo y est encore plus accusé. Rappelant la flore kalaharienne qu'il prolonge à l'Ouest, on y trouve plusieurs mimosées : *Acacia sp.* (*albida*, *giraffæ*), des Césalpiniées (*Xerocladia* endémique, *Elephantorriza*), deux espèces de Césalpiniées américaines d'origine, *Parkinsonia* et *Hæmatoxylon*, des Capparidacées babituelles des régions arides, *Cadaba*, *Boscia*, *Capparis*, *Mœrua*. La Bignoniacée épineuse *Catophractes* est souvent très commune. Dans la vallée du fleuve Orange, les peuplements du curieux *Pachypodium namaquanum* sont remarquables.

La flore dans son ensemble demeure typiquement africaine tropicale, sans apport « capien », notamment sans Protéacée, ni Ericacée.

Le Namib est une bande côtière également très étroite du sud de l'Angola à la République sud-africaine. C'est un désert maritime de dunes couvertes d'une végétation très diffuse de succulents et d'épineux. Il est dû à l'influence du courant marin froid du Benguella qui remonte la côte jusque dans le sud de l'Angola et dont l'influence climatique se fait sentir jusqu'au large du Cap Lopez au Gabon. La flore devient très pauvre comprenant une forte proportion de plantes annuelles. Elle est particulièrement remarquable par la présence d'un Conifère archaïque nain, à très larges feuilles couvrant le sol *Welwitschia mirabillis*, qu'on ne connaît pas ailleurs qu'au Namib. Cependant il est curieux d'observer que des pollens de *Welwitschia* auraient été découverts dans la région de la mer Caspienne.

A signaler également une Cucurbitacée épineuse *Acanthosicyos horrida* et des Zygophyllacées.

D. — EMPIRE AFRICANO-AUSTRAL OU ANTARCTIS, FLORE CAPIENNE OU MAQUIS DU CAP

Elle n'occupe qu'un étroit territoire à l'extrémité de l'Afrique, sous un climat de type méditerranéen, celui de Cape Town. Ce n'est pas une flore tropicale proprement dite, en dépit de quelques éléments tropicaux africains.

La végétation est un fourré sclérophylle (maquis du Cap) à physionomie uniforme de 3-6 m de haut où les arbres sont rares (*Leucadendron argenteum* peut atteindre 15 m de hauteur). Le feuillage persistant est souvent éricoïde. Les épineux sont peu nombreux, de même que les succulents. De nombreux arbrisseaux ont un port de bruyère. La flore est extraordinaire dans son ensemble. Elle est surtout caractérisée par son haut degré d'endémicité, en genres et espèces, et aussi par l'importance prise dans sa composition par certaines familles (Protéacées, Éricacées, Composées, Papilionacées, Rutacées, Aizoacées, Géraniacées). La représentation des familles d'Herbacées et Ligneuses est sensiblement égale. Les Monocotylédones sont relativement nombreuses par rapport aux Dicotylédones (Good). Les Graminées n'occupent qu'un rang modeste, remplacées par les Restionacées, Monocotylédones australes (20 genres, 230 espèces).

Trois familles sont endémiques : Bruniacées (dérivées des Hamamélidacées, à port de bruyère (12 g., 65 sp.); Pénéacées (Thyméléales à port de bruyère 5 g., 25 sp.); Grubbiacées (1 g. à port de bruyère); Geissolomatacées (1 g., 1 sp.), voisines des Pénéacées.

La concentration de la famille australe des Protéacées, en genres et espèces est remarquable. On compte plus de 250 espèces. Signalons immédiatement que deux genres seulement ont essaimé dans la région soudano-zambézienne, *Protea* et *Faurea*. Ils ne pénètrent pas la région guinéo-congolaise des forêts denses humides. Non moins remarquable est l'abondance de la famille des Ericacées, avec 24 genres présents dont 19 endémiques. Le très commun genre *Erica* à lui seul rassemble presque 500 espèces en Afrique du sud. Plusieurs autres genres font partie des flores montagnardes africaines (*Philippia*, *Ericinella*, *Blæria*). L'extraordinaire genre *Erica* a essaimé jusqu'en Europe, et l'espèce méditerranéenne *E. arborea* a laissé des traces vivantes et fossiles au Sahara.

La prolifération de ces familles caractérisant la flore australe du Cap dans un territoire très localisé est le signe évident que l'origine de la flore capienne est différente de celles des flores africaines déjà passées en revue. Notons encore parmi les plus représentatives : très nombreuses Papilionées, 20 genres endémiques, plusieurs à port de bruyère; Composées plus ou moins ligneuses au moins à la base, souvent naines et fréquemment à port de bruyère, en particulier abondance d'*Helichrysum* (plus de 76 sp.) et

Senecio (plus de 100 sp.), à signaler des fourrés d'*Elytropapyrus rhinocerotis* à port de bruyère; abondance de *Pelargonium* (plus de 80 sp.); très nombreux *Mesembryanthemum* succulents (43 g., de la famille des Aizoacées); nombreuses Rutacées, arbrisseaux souvent éricoïdes, 12 genres endémiques avec plus de 200 espèces; nombreuses Thyméléacées dont plusieurs à port de bruyère, etc.

Faisant contraste remarquons l'absence des Césalpiniées, Mimosées, Palmiers, et la pauvreté de la représentation générale des familles guinéo-congolaises.

Les origines de la flore capienne ont engendré des hypothèses divergentes. Pour les uns, elle est venue du nord (LEVYNS 1952), et certains éléments ont alors proliféré dans le cul de sac de l'Afrique du sud. Pour le Maréchal J. S. SMUTS, il s'agirait de la survivance d'une flore antarctique et subantarctique qui s'étendait à l'origine beaucoup plus au sud. La prédominance des familles australes et les nombreuses liaisons floristiques avec le monde austral nous font adopter cette théorie. Un cas typique est celui d'une espèce unique du genre *Metrosideros* (Myrtacées) océanien, présente dans la flore capienne. La flore capienne est vraisemblablement une relicte d'un véritable empire floristique africano-austral qui à l'époque de la Pangée réunissait la végétation des extrémités des deux continents Amérique du sud-Afrique et qui s'étendait sur une grande partie du continent antarctique. Le titre qui lui est parfois conservé d' « empire » est évidemment peu en rapport avec l'aire actuelle de la flore capienne, mais il fait bien ressortir l'originalité et l'individualité de cette flore. Celle-ci sous les changements climatiques intervenus depuis le mésozoïque a rétrogradé, repoussée aussi par la flore africaine qui s'est avancée jusque non loin de Cape Town. Il est certain aussi que cette flore capienne eut autrefois une plus grande extension vers l'Afrique centrale. Il en subsiste des reliques en Rhodésie et à Madagascar (WEINMARCK, WILD).

Il faut se reporter à l'histoire de la Pangée avant son démembrement. L'Australasie fut alors reliée à l'Afrique du sud et au continent antarctique. La famille typiquement australe des Protéacées, à aires aujourd'hui disjointes dans l'hémisphère austral, s'est alors répandue de l'Est à l'Ouest depuis l'Australasie (44 genres, 750 espèces en Australie) jusqu'en Amérique du sud, en passant par l'Afrique du sud, lorsque ces 3 continents étaient adjacents. Quelques *Protea* et *Faurea* ont ensuite essaimé dans toute la zone soudano-zambézienne et à Madagascar. Dans cette hypothèse d'où seraient issues les Ericoïdées qui pullulent aussi en Afrique capienne? Il faut rapprocher de cette famille celles des Epacridacées affines dont l'Australie avec la Nouvelle-Zélande sont les terres d'élection. Les Epacridacées ont franchi le seuil antarctique; le genre *Lebentanthus* endémique de la pointe extrême de l'Amérique du sud, est le témoin de la liaison ancienne par la voie antarctique de la famille des Epacridacées archaïques. Nous avons suggéré l'hypothèse que des Ericoïdées sud-africaines seraient les traces du passage à l'extrémité sud de l'Afrique des Epacridacées australiennes. Ainsi l'extraordinaire concentration des éricoïdées capiennes trouverait son explication dans cette mutation. Ensuite un petit nombre

de genres seulement dérivèrent en direction du nord; certains sont des éléments importants de la flore afromontagnarde.

E. — FLORE AFROMONTAGNARDE

a. FLORES NATALIENNE ET KNYSNIENNE

Entre l'Océan Indien, les escarpements des plateaux côtiers et ceux des pentes inférieures des montagnes côtières, en République sud-africaine, est allongée une bande étroite de forêt dense humide, très découpée par l'action humaine et alors remplacée par des savanes à hautes herbes. Elle se divise en deux secteurs. Le plus méridional s'étend entre Mossel Bay et Humansdorp sur environ 250 km. La forêt en dépit de la relativement basse latitude est toujours du type tropical. Ne couvrant que 72 000 ha (F. VAN BREITENBACH) elle est isolée totalement d'un second secteur côtier qui partant du Port Elisabeth au sud, suit les côtes du Natal, jusque vers Lourenço Marquès au Mozambique. A la flore du premier secteur, qui comprend la forêt de Knysna, nous donnons le nom de flore knysnienne; à celle du second celui de flore natalienne. Ces deux flores se ressemblent beaucoup par leur composition, la flore knysnienne étant cependant nettement plus pauvre. Celle-ci incluse dans le secteur capien est aussi plus riche en éléments capiens caractéristiques, notamment en Protéacées et Ericacées. Alors que par exemple les *Erica* capiens sont des centaines, ils ne comptent plus que 23 espèces dans les montagnes du Natal, réduites à 2-3 en s'approchant de la côte; les *Protea* de la région capienne au nombre de 86 ne sont plus que 9 au Natal.

La ressemblance entre les deux flores natalienne et knysnienne est évidente. Toutes deux comprennent deux genres austraux gondwaniens de Gymnospermes, *Podocarpus* et *Widdringtonia*. Outre ces Conifères, les apports austraux bien qu'en petit nombre d'espèces sont remarquables; deux genres de Cunoniacées, *Cunonia* extraafricain et *Platylophus* endémique, une Cornacée du genre *Curtisia*; une Hamamélidacée, *Trichocladus*; les genres *Olinia* (Oliniacées) et *Pittosporum* (Pittosporacées).

Les affinités avec la flore afromontagnarde sont évidentes : Rhamnacées (*Rhamnus*, *Scutia*), Apocynacées (*Gonioma*, *Acocanthera*), Méliacées (*Ekebergia*), Aquifoliacées (*Ilex mitis*), Oléacées (3 sp., *Olea*), Icacinacées (*Apodytes*, *Cassinopsis*), Myricacées (*Myrica*), Euphorbiacées (*Clutia*), etc.

La région natalienne comprend une famille endémique monotypique, Greyiacées, affine de la famille des Mélianthacées (rosale-archaïque) et d'assez nombreux genres endémiques : *Leucosidea* (Rosacées), des Anacardiacées : *Smodingium*, *Harpophyllum*, *Loxostylis*; des Légumineuses (*Umtiza*, *Virgilia*, *Schotia*), Sapindacées (*Smelophyllum*, *Hippobromus*), Euphorbiacées (*Heywoodia*), Méliacées (*Ptaeroxylon*), etc.

Il existe des genres communs avec l'Afrique guinéo-congolaise.

Nous examinons le problème de l'origine de cette flore à propos de la flore afromontagnarde, la flore natalienne et knysnienne n'étant que des cas géographiquement dissociés de la flore afromontagnarde.

b. FLORE AFROMONTAGNARDE

Distinguons deux régions géographiques, occidentale et orientale, et 3 étages : étage de forêt dense faisant transition avec la flore tropicale des plaines, étage à Ericacées, étage afro-alpin. La région orientale est de beaucoup la plus importante puisque elle réunit toutes les hautes montagnes africaines qui sont situées sur une ligne nord-sud, allant de l'Éthiopie à la région capienne, en suivant la cassure continentale jalonnée par les grands lacs, puis les escarpements des hauts plateaux austraux. La région occidentale comprend des massifs isolés de la Guinée aux confins Libéria-Côte d'Ivoire, puis au Cameroun et au nord de l'Angola.

Afrique orientale et australe. La flore tropicale planitiaire guinéo-congolaise disparaît à une certaine altitude devant une flore strictement montagnarde. Celle-ci est composée d'éléments endémiques africains, auxquels s'ajoutent des apports de la flore tempérée boréale, et des éléments austraux extraafricains.

La flore boréale s'est facilement infiltrée en suivant les massifs montagneux se succédant du nord au sud. On retrouve sur ces massifs des genres bien connus de la flore tempérée boréale, par exemple : *Vaccinium*, *Berberis*, *Rubus*, *Viola*, *Clematis*, *Myosotis*, etc.

Parmi les familles non endémiques, n'ayant aucun représentant dans la flore planitiaire africaine citons : Conifères (*Juniperus* d'origine boréale, *Podocarpus* et *Widdringtonia* d'origine australe); Aquifoliacées (*Ilex*); Cornacées (*Cornus*, *Curtisia*); Hamamélidacées (*Trichocladus*); Monimiacées (*Xymalos*); Ternstrémiacées (*Melchiora*, *Ternstrœmia*); Caricacées (*Cylicomorpha*); Alangiacées (*Alangium*); Lauracées (*Ocotea*); Icacinacées (*Apodytes*); Ericacées (*Erica*, *Philippia*, *Ericinella*, *Agauria*, *Blaeria*); Canellacées (*Warburgia*); Cunoniacées (*Cunonia*, *Curtisia*); Pittosporacées (*Pittosporum*).

Les Conifères (sauf *Juniperus*), Ericacées, Cunoniacées sont d'origine australe. Le genre *Ocotea* appartient à la flore américaine; les genres *Melchiora* et *Ternstrœmia* ont des affinités asiatiques, de même *Apodytes*, *Alangium*; *Pittosporum* est australasien. Plus difficile à comprendre est la présence insolite d'un représentant de la famille américaine des Caricacées (*Cylicomorpha*) et de la famille des Canellacées (*Warburgia*).

Remarquons que l'ordre des Rosales compte plusieurs familles apparentées aux Rosacées (*Hagenia*, *Parinari*, *Rubus*, *Alchemilla*, *Prunus* (= *Pygeum*); d'autres sont des Rosales archaïques (Cunoniacées, Breyiacées (endémiques), Hamamélidacées, Myrothamnacées).

L'étage afro-alpin, au-dessus de 3 000 m d'altitude est le domaine étrange des forêts de *Senecio* et de *Lobelia* géants, voisinant avec des fourrés d'immortelles (*Helichrysum*, Composées) et des alpages à *Alchemillia* (Rosacées). Citons encore une Rosacée arborescente (*Hagenia*), une

Ericacée (*Philippia*), des Ombellifères (*Peucedanum* et *Heteromorpha*) (1).

Certains genres ont des aires sud-est asiatiques, malaise et australasienne tel *Alangium;* l'aire africaine semble alors bien être une branche laurasienne; de même : *Apodytes*, Icacinacée, dont l'aire est disjointe entre l'Indo-malaisie, le sud de l'Inde et l'Afrique orientale; *Rhamnus* de la flore tempérée boréale et indo-malaise; les *Cornus* et *Curtisia* paraissent s'être échappés de l'aire tempérée boréale de la famille des Cornacées; les *Myrica* d'Afrique orientale dérivent de l'aire générale boréale du genre; de même les *Schefflera* (Araliacées) pantropicaux. Plus rare est la présence dans ces montagnes africaines d'un genre *Ocotea* dont le centre d'origine est nettement de l'Amérique tropicale et subtropicale; nous admettrons que d'autres branches secondaires d'*Ocotea* se sont dirigées vers l'Afrique, issues de la bande équatoriale laurasienne. Nous admettrons aussi l'hypothèse que certains taxons, dont l'aire se limite exclusivement à la région des hautes montagnes africaines, peuvent être d'origine laurasienne, tels *Trichocladus* de la famille boréale des Hamamélidacées; *Dicorypha*, Hamamélidacée endémique malgache.

Des genres appartenant à des familles australes, donc gondwaniennes, ont atteint, avant le démembrement de la Pangée, l'Afrique orientale. C'est le cas des deux Cunoniacées, *Cunonia* et *Curtisia*, du genre *Pittosporum* qui a envahi vers l'Est au-delà des montagnes orientales une grande partie de l'Afrique. C'est aussi le cas du *Metrosideros*, Myrtacée océanienne qui a abordé l'Afrique à son extrémité méridionale en empruntant la voie de migration antarctique (n'appartient pas à la flore montagnarde africaine).

Nous rangeons dans la flore gondwanienne, des genres montagnards strictement africains orientaux, tels *Sparmannia* (Tiliacée), *Trimeria* (Samydacée), *Olinia* de la famille africaine endémique des Oliniacées, *Calodendron* (Rutacée), des Flacourtiacées, *Scolopia* et *Kigelia* et l'Ombellifère *Heteromorpha.*

Le peuplement des hautes montagnes africaines aurait donc été le fait de la rencontre d'un flux laurasien venu directement du nord, avec un flux gondwanien issu des continents pangéens soudés à l'Afrique orientale et australe, et de la genèse exclusivement africaine de taxons archaïques endémiques.

La disjonction, dans le continent africain, de certains genres montagnards en deux aires séparées par un grand diastème entre une petite aire occidentale atlantique et l'aire principale orientale, pose des problèmes d'origine très spéciaux (**23**). La flore montagnarde du Cameroun et de certains autres massifs montagneux d'Afrique occidentale et de l'Angola compte en effet des genres qui appartiennent à la flore montagnarde d'Afrique orientale. Les aires sont aujourd'hui séparées par la forêt dense guinéo-congolaise imperméable à ces genres orophiles. C'est le cas des genres *Alangium, Ocotea, Olinia, Rhamnus, Sparmannia, Rapanea, Myrica, Crotogynopsis, Ternstrœmia, Clutia.* Il faudrait ajouter à cette liste le genre

1. Selon O. Hedberg (1957) la flore des plus hautes altitudes de l'Afrique orientale compte 39 familles, 116 genres et 279 espèces.

Podocarpus. Ce dernier, gondwanien, d'origine australienne, s'est dans sa migration initiale subantarctique d'abord fixé en Afrique australe puis de là, en suivant la ligne des hautes montagnes de l'Afrique orientale, il a atteint l'Éthiopie d'une part et la forêt de Knysna d'autre part. Le rattachement de l'aire orientale à l'aire occidentale ne peut se comprendre que s'il y eut une époque où le continent africain aux latitudes actuelles subéquatoriales, avait un climat tropical tempéré comparable au climat tropical montagnard actuel, qui permettait alors à une flore de *Podocarpus* et d'Angiospermes montagnardes de s'installer dans le centre de l'Afrique. Plus tard l'accentuation de la tropicalisation du climat de ces régions et l'arrivée de la flore actuelle concurrente aurait refoulé la flore en place, laquelle n'aurait trouvé refuge que dans les montagnes de l'Ouest et de l'Est.

Aujourd'hui il existe toujours des espèces communément montagnardes qui ont en Afrique centrale des aires transversales continues ou presque. Citons les genres : *Myrica*, *Schefflera*, *Cussonia*, *Polyscias*, *Heteromorpha*, *Ochtocosmus*, *Pittosporum*, *Dovyalis*. On peut concevoir que les mêmes facilités ont existé à certaines époques, pour *Podocarpus*, *Olinia*, *Rhamnus*, etc. qui leur ont permis de s'installer au Cameroun, comme au Kenya par exemple.

III. FLORE SÈCHE AFRICAINE ORIENTALE ET AUSTRALE DES CÉSALPINIÉES (13)

La tribu des Césalpiniées (Eucésalpiniées) a une répartition très particulière en Afrique, distincte de celle de la sous-famille des Césalpinioïdées qui domine dans la flore guinéo-congolaise et dans la flore soudano-zambézienne. Ce sont des espèces d'arbres et d'arbustes de pays arides ou subdésertiques. Elles n'existent qu'en Afrique orientale et Afrique australe, et sont absentes de la flore sèche soudano-zambézienne. En Afrique australe existent 2 espèces de *Peltophorum*, 1 *Parkinsonia*, plusieurs *Hoffmanseggia*, 1 *Hæmatoxylon*, 1 *Umtiza*. En Afrique orientale (Éthiopie, Kenya) : 1 *Cordeauxia*, 2 *Parkinsonia*, 2-3 *Delonix*, 1 *Stuhlmania*. A Madagascar 2 genres endémiques, *Tetrapterocarpon*, *Colvillea*, et plusieurs *Delonix*.

Le problème de l'origine de cette flore en Afrique est très particulier. Les aires laurasiennes du genre *Gleditschia* (U.S.A., Iran, Chine, Japon), les aires des genres *Gymnocladus* (U.S.A., Chine), *Cercidium* (U.S.A., Chili), indiquent que l'origine de la tribu est laurasienne avec un centre américain et un centre asiatique d'où divergèrent du premier les genres américains tropicaux (8 genres reconnus notamment en République Argentine) et d'autre part les genres répandus en Asie. Quant aux genres présents en Afrique du sud certains existent également en Amérique du sud (*Peltophorum*, *Parkinsonia*, *Hoffmannseggia*) et il est vraisemblable qu'à l'époque où les deux continents étaient proches l'un de l'autre ces genres essaimèrent de l'Amérique du sud en Afrique du sud. Au delà, certains comme *Parkinsonia*, *Peltophorum*, « remontèrent » à travers l'Afrique australe vers l'Afrique orientale, jusqu'en Éthiopie. D'autres enfin atteignirent Mada-

gascar venus du N-E africain à une époque où l'île était vraisemblablement soudée au continent plus au nord que sa position actuelle. Il y aurait eu en Afrique dans cette hypothèse un double mouvement floristique à sens opposés de Césalpiniées, l'un « descendant » du nord affectant l'Éthiopie et Madagascar, l'autre provenant du sud de l'Amérique du Sud « remontant » de l'Afrique du sud à l'Afrique orientale.

L'exclusivisme dans la répartition en Afrique orientale des Césalpiniées est simplement atténué par l'existence sur le littoral atlantique de lianes du genre pantropical *Cæsalpinia* et d'espèces ripicoles du genre *Bussea* dont le centre de dispersion est cependant dans l'Afrique orientale sèche.

Certaines Césalpiniées ne sont pas seules à migrer depuis une aire de dispersion américaine en Afrique du sud puis de là dans l'Afrique de l'Est et du nord-est. La famille des Loasacées américaine, et surtout chilienne, comprend dans le Sud-ouest africain aride un xérophyte du genre *Kissenia*, dont une espèce disjointe s'étend sur la Somalie et le Yémen.

Le courant migrateur d'une flore xérophytique issu de l'Afrique du sud-est est bien marqué dans la tribu des Stapéliées (Asclépiadacées) dont la densité générique et spécifique décroit de la République sud africaine (14 g., 180 sp.) à l'Afrique orientale (10 g., 60 sp., au Kenya), et se répand en Asie tropicale sèche avec un petit nombre d'espèces (Arabie du sud, Inde, et secteur aride au centre de la Birmanie où il s'éteint n'ayant plus qu'un genre et 2 espèces). Un seul genre diverge en Afrique occidentale et au Sahara, *Caralluma* (9 sp.) au port cactoïde, touchant même le sud de l'Espagne.

Contribution de l'auteur a la phytogéographie actuelle et ancienne de l'Afrique tropicale

1. (1932) — La forêt de la Côte d'Ivoire. Bull. Com. Et. hist. et Sc. de l'A.O.F.
2. (1936) — Flore forestière de la Côte d'Ivoire, 3 vol. in 4°, 893 p., 2e éd. 1958.
3. (1937) — Remarques écologiques sur la distribution géographique de quelques espèces d'*Acacia* en Afrique occidentale. Rev. Bot. Appl. et d'Agr. Trop.
4. (1938) — La forêt coloniale. Ac. Ss. Col., 1 vol. in 4°, 238 p.
5. (1939) — Forêts reliques en A.O.F. Rev. Bot. Appl., 14 p.
6. (1947) — La Casamance. Agr. Trop.
7. (1947) — Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Bois et Forêts des Tropiques.
8. (1948) — Étude sur les forêts de l'Afrique équatoriale française et du Cameroun. 1 vol., 131 p.
9. (1949) — Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale. 1 vol., in 4°, 351 p.
10. (1949) — Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. 1 vol., 98 p.
11. (1950) — Flore forestière soudano-guinéenne. 1 vol. in-4°, 523 p.
12. (1955) — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. C. R. Soc. Biogéo. : 42-49.
13. (1956) — Répartition des Eucaesalpiniées et leur disjonction Ouest-Africaine. C. R. Soc. Biogéo. : 70-82.
14. (1957) — Échos du Congo Belge. Bois et Forêts des Trop. : 28-39.
15. (1957) — A la recherche de la forêt de la Côte d'Ivoire? Bois et Forêts des Trop. **56** : 17-47.

16. (1959) — Étude comparée de la famille des Légumineuses dans la flore de la forêt équatoriale africaine et dans la flore de la forêt amazonienne. C. R. Soc. Biogéo. **314** : 43-57.
17. (1962) — Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. Adansonia, ser. 2, **2** (1) : 16-84.
18. (1964) — Problèmes de la mangrove d'hier et d'aujourd'hui. Adansonia, ser. 2, 4 (1) : 19-23.
19. (1964) — Végétation et flores comparées dans l'Inde et l'Afrique tropicale. Adansonia, ser. 2, **2** (1) : 16-94.
20. (1965) — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. Adansonia, ser. 2, **4** (2) : 153-196.
21. (1966) — Les lisières forêt-savane des régions tropicales. Adansonia, ser. 2, **6** (2) : 175-187.
22. (1969) — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. Adansonia, ser. 2, **9** : 189-247.
23. (1970) — A propos de la spéciation dans les forêts tropicales. Adansonia, ser. 2, **10** (3) : 301-307.
24. (1971) — Le Pacifique centre d'origine, d'évolution et de distribution des Angiospermes d'après Albert C. Smith. Adansonia, ser. 2, **11** (4) : 593-598.
25. (1971) — La flore saharo-lybienne tropicale d'après Paul Louvet. Adansonia, ser. 2, **11** (4) : 583 : 592.
26. (1971) — Paléogéographie du mésozoïque et histoire des premières Angiospermes d'après David Axelrod. Adansonia, ser. 2, **11** (4) : 599-602.
27. (1972) — Étude phytogéographique de la famille des Sapotacées malgaches dans le cadre géographique africain. Adansonia, ser. 2, **12** : 55-59.
28. (1973) — Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace. C. R. Acad. Sc. Paris, **276** : 717-720; et Adansonia, ser. 2, **13** : 5-35.
29. (1973) — Distribution des Conifères dans la Pangée, Essais. C. R. Acad. Sc. Paris. **276** : 1973-1976; et Adansonia, ser. 2, **13** : 125-133.
30. (1974) — Nouvelle théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales C. R. Acad. Sc. Paris **278** : 245-247; Les Origines des Angiospermes, 1re partie Adansonia, ser. 2, **14** : 5-27; Origines polytopiques des Angiospermes tropicales, 2e partie. Adansonia, ser. 2, **14** : 145-198.

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - Paris.